Institut royal des Sciences naturelles de Belgique | Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

BULLETIN | MEDEDELINGEN

Tome XXXVI, n° 42 | Deel XXXVI, nr 42
Bruxelles, mai 1960. | Brussel, mei 1960.

CONSIDERATIONS SUR LA COLONNE VERTEBRALE DES OISEAUX (NON-PASSERES),

par René VERHEYEN (Bruxelles).

La colonne vertébrale s'étend chez les oiseaux depuis l'occiput jusqu'à l'extrémité de la queue. Il est possible d'y distinguer plusieurs secteurs, dénommés d'avant en arrière : la région cervicale, la région thoracique (ou dorsale), la région synsacrale et la région caudale. Ces régions sont délimitées par la position des ceintures scapulaire et pelvienne, par la présence de côtes complètes, incomplètes ou rudimentaires, par l'aspect général qu'offrent les éléments d'une série ainsi que par la fonction qui leur est assignée.

En général, les régions cervicale et caudale sont facilement reconnaissables, mais il n'en est pas de même dans la zone comprise entre les deux ceintures où, d'un secteur, on peut passer insensiblement dans un autre.

La formule rachidienne est un enchaînement de chiffres représentant respectivement le nombre de vertèbres composant chaque section de la colonne vertébrale.

On peut se demander :

si tous les individus d'une même espèce répondent à la même formule rachidienne;

si toutes les espèces d'un même genre, d'une même famille, d'un même ordre systématique sont caractérisées par la même formule rachidienne;

s'il y a des sections dans la colonne vertébrale qui se montrent plus instables que d'autres quant à la composition numérique;

et si les variations observées résultent d'une évolution en cours.

Afin de permettre des comparaisons valables, il est de première importance que les différentes sections de la colonne vertébrale soient rigoureusement définies.

SECTIONS A RECONNAITRE DANS LA COLONNE VERTEBRALE DES OISEAUX.

Région cervicale. — La première vertèbre est l'atlas, la dernière est celle qui précède la première vertèbre thoracique. Les derniers éléments de la série cervicale peuvent porter un rudiment de côte mais aussi la partie vertébrale d'une côte pourvue ou non d'une apophyse récurrente. Dans le présent travail, celles des vertèbres cervicales qui sont munies de côtes incomplètes sont placées entre parenthèses.

Exemple : la région cervicale comprend 19 vertèbres, dont 2 portant des côtes incomplètes, soit : 17 (+ 2);

Région thoracique. — La première vertèbre est celle qui porte une côte complète (la présence du processus uncinatus n'est pas indispensable) et la dernière est celle qui, librement, s'articule avec le synsacrum;

Région synsacrale. — Celle-ci est formée par l'ensemble de vertèbres réunies par synostose entre la dernière vertèbre thoracique et la première caudale libre. Dans la région synsacrale, on peut aisément reconnaître la section dorso-sacrée : celle-ci est constituée par la partie antérieure du synsacrum et elle s'étend vers l'arrière jusqu'à la fosse rénale antérieure;

Région caudale. — La première vertèbre est celle qui s'articule librement avec le synsacrum et la dernière est celle qui précède le pygostyle;

Pygostyle. — Celui-ci est composé d'un petit nombre de vertèbres réunies par synostose et dont la dernière est coiffée d'une petite masse amorphe.

MATERIAUX ET TECHNIQUE DES DENOMBREMENTS.

Les recherches ont été effectuées sur des squelettes obtenus par le décharnement et le procédé de la macération dans l'eau courante; la préparation en a été ensuite achevée par un trempage dans l'eau oxygénée et dans la tétrachlorure de carbone. Le but de cette préparation particulière est de conserver en bonne place la plupart des ligaments et tendons pour que toutes les vertèbres, même celles détériorées par le coup de feu, puissent être aisément reconnues et numérotées. A défaut de matériaux préparés de cette manière, nous avons été amené à étendre nos recherches à des squelettes désarticulés qui présentent toutefois le danger d'être incomplets.

La synostose des vertèbres. — Ainsi qu'il a été dit plus haut, le synsacrum est constitué de vertèbres ankylosées. Comme dans cet os les vertèbres portent une paire de diapophyses, il suffit de compter les diapophyses pour connaître le nombre de vertèbres qui entrent dans la

composition du synsacrum. Toutefois ces diapophyses disparaissent dans la région sacrée proprement dite. Chez certains individus, les vertèbres restent discernables à l'œil nu mais, pour plus de certitude, il y a lieu de vérifier les séries de foramina à l'intérieur de la fosse rénale intérieure qui donnent l'épaisseur des vertèbres constituantes. Même méthode quand l'atlas et l'axis se trouvent ankylosés et lorsqu'on a affaire à l'os dorsal (le notarium). Dans ces deux cas, l'os cervical est compté pour deux éléments et l'os dorsal pour autant qu'il montre de côtes présentes sur un seul côté du rachis. Si un os caudal s'est formé entre deux vertèbres libres de la queue, il répond à autant de vertèbres ayant contribué à sa formation. Bien que le pygostyle dans certains groupes d'oiseaux montre encore distinctement 2 à 4 corps de vertèbres soudées l'une à l'autre (et parfois même davantage), dans le présent travail le pygostyle n'est présenté que par le symbole P.

Effet de l'âge. — Les squelettes des tout jeunes oiseaux ne montrent pas encore d'os dorsal et tandis que leur synsacrum est constitué d'un nombre plus petit de vertèbres, leurs régions thoracique et caudale, par contre, comptent un nombre de vertèbres toujours supérieur à celui qu'on observe pour ces mêmes régions chez les sujets adultes. Ces squelettes ne présentent pas d'intérêt particulier pour l'étude de la formule rachidienne. Mais un nombre considérable de squelettes proviennent de sujets subadultes et pour le débutant il est parfois fort difficile de les reconnaître à coup sûr, surtout lorsqu'il s'agit d'espèces dont la maturité sexuelle ne se déclare qu'à partir de la troisième-quatrième année civile. Dès qu'on est familiarisé avec le problème, on peut observer couramment que les sections délimitées dans le rachis des sujets subadultes ne correspondent pas toujours à celles qu'on trouve chez les adultes. Leur synsacrum est en effet encore de un à deux vertèbres plus court alors que les régions cervicale et caudale comprennent généralement un plus grand nombre d'éléments. Lorsqu'on dispose de longues séries de squelettes, il y a lieu d'éliminer ceux appartenant aux sujets subadultes, mais vu la rareté des squelettes dans les collections muséologiques, on peut déjà s'estimer heureux d'avoir à sa disposition le squelette complet d'un jeune ou d'un sujet subadulte.

Toutefois, il n'est pas exclu que l'observateur attentif puisse déjà apporter certaines corrections à la délimitation des secteurs dans le rachis étudié si le squelette examiné n'est pas trop jeune. En effet, certaines articulations peuvent déjà présenter un début d'ankylose et une facette pour l'articulation avec une côte peut déjà se former sur le processus lateralis anterior sterni, avant que la partie sternale de cette même côte ne soit complètement ossifiée.

Le principe des variations numériques compensées. — Dans une même espèce, le nombre d'éléments constituant une région déterminée du rachis est généralement stable. Mais il arrive fréquemment chez les sujets jeunes et subadultes, chez lesquels les régions ne sont pas encore nettement délimitées, qu'un certain secteur compte un nombre

plus élevé ou inférieur de vertèbres que chez les adultes. Dans ce cas, il y a lieu de considérer au moins deux secteurs à la fois. L'examen nous fait comprendre que si une région cervicale a augmenté son effectif d'une ou de deux unités, celui de la région thoracique a diminué dans des proportions semblables. En d'autres termes : les anomalies numériques se trouvent compensées.

Pour mieux saisir l'importance et la valeur de ces compensations, il y a lieu de choisir sur le rachis les deux points stables suivants : l'occiput et la limite antérieure de la fosse rénale antérieure. Entre ces deux points, nous avons les régions cervicale, thoracique et dorso-sacrée qui se composent chacune d'un certain nombre de vertèbres dont la somme correspond au nombre X. Ce nombre de vertèbres présacrales est stable pour la majorité des spécimens appartenant à la même espèce. Les sections prénommées pouvant présenter des variations numériques, il se fait que grâce au nombre X les compensations peuvent être facilement décelées. Il en est de même pour la région du rachis postérieure à la dernière vertèbre dorso-sacrée (les sections sacrale, sacro-caudale et caudale) qui se compose de Y vertèbres et où les variations entre les différents secteurs peuvent également être démontrées sans difficultés majeures.

Le pivot de la colonne vertébrale, d'où les dénombrements doivent prendre leur départ dans les deux sens (directions craniale et caudale), est donc constitué par la dernière vertèbre dorso-sacrée du synsacrum. Or, en une autre occasion (1953, p. 459), nous avons déjà attiré l'attention sur le fait que la fosse rénale antérieure peut être délimitée cranialement par deux vertèbres, les diapophyses généralement minces de la dernière pouvant, dans une même espèce, tantôt se situer au même niveau, tantôt légèrement ou distinctement plus bas que les diapophyses de la vertèbre précédente. Il arrive même fréquemment chez les *Anseriformes*, *Anhimiformes*, *Ralliformes* et *Charadriiformes*, p. ex., que pour la même dernière vertèbre dorso-sacrée la diapophyse gauche peut être présente, alors que celle de droite manque ou que l'une d'elles est plus fortement développée que l'autre, ou bien que leurs extrémités ne touchent pas encore les ilions. On comprend que suite à cette diversité le dorso-sacrum dans une même espèce peut présenter un nombre variable de vertèbres dont la compensation doit être recherchée dans la fosse rénale antérieure (secteur sacral).

Suite à la position parfois particulière de la dernière vertèbre dorso-sacrée, il y a parfois avantage de choisir comme pivot du rachis la limite entre les régions thoracique et dorso-sacrée.

Les variations numériques entre les différentes sections du rachis situées caudalement par rapport au bord antérieur de la fosse rénale sont très nombreuses. Et si nombre de variations se trouvent compensées entre les sections synsacrale et caudale, nous pouvons affirmer que les compensations entre la région caudale et le pygostyle sont obscures du fait qu'il est très malaisé de voir si la masse du pygostyle a augmenté ou diminué d'un corps vertébral.

Les anomalies numériques non compensées. — D'après notre expérience dans ce domaine, la plupart des anomalies numériques non compensées dans la partie du rachis située avant la fosse rénale antérieure ont été observées dans des squelettes d'oiseaux tués à la chasse (*Ardeidae, Charadriidae, Galliformes, Rallidae*, p. ex.) et conservés à l'état désarticulé. D'autres anomalies numériques non compensées relèvent sans aucun doute du domaine de la pathologie. Elles ont été observées plus particulièrement chez les *Psittaciformes* dont l'immense majorité des squelettes examinés provenaient d'oiseaux élevés en captivité. Enfin il y a lieu de signaler que, chez certaines espèces, les dernières vertèbres caudales ont tendance à se fusionner et à former corps avec le pygostyle de sorte qu'il est parfois très malaisé de se prononcer sur l'origine des vertèbres assimilées.

Références. — Les recherches concernant les formules rachidiennes n'ont pas été l'objet de nouvelles investigations. Elles ont été établies au cours de nos travaux sur l'ostéologie et la systématique de base (cf. 1953-1960) de tous les groupes d'oiseaux appartenant aux *Non-Passeres*. Il nous a paru utile de dégager les formules rachidiennes de la foule des données accumulées dans ces travaux, de les comparer entre elles et d'en tirer des conclusions pouvant présenter un certain intérêt des points de vue paléontologie, systématique et phylogénie. Lors de l'interprétation, nous avons été amené à revoir certains groupes d'oiseaux, à consulter de nouvelles séries de squelettes et, en fonction de celles-ci, à remanier certaines formules rachidiennes énoncées précédemment.

Il est rappelé que les anciens anatomistes ont toujours considéré la colonne vertébrale comme un élément très variable et, par conséquent, sans valeur taxonomique. Ils étaient notamment persuadés que, grâce à un procédé d'intercalation et d'excalation d'éléments et même de régions entières de la colonne vertébrale, ou par suite de l'interpolation et de l'expolation de ces mêmes parties du squelette au cours de l'ontogenèse, la variation, la différenciation et l'évolution du rachis pourraient s'expliquer aisément.

Matériaux. — Environ 1.800 squelettes ont été examinés comparativement.

EXPOSE DES FORMULES RACHIDIENNES SE RAPPORTANT AUX NON-PASSERES.

Dans ces formules se trouvent mentionnés dans l'ordre :

d'abord le nombre de vertèbres cervicales dépourvues de rudiments de côtes avec, entre parenthèses, le nombre de cervicales munies de côtes incomplètes;

ensuite le nombre de vertèbres thoraciques (dorsales);

en troisième position vient le nombre de vertèbres synsacrales, suivi, entre parenthèses, du nombre de vertèbres dorso-sacrées faisant partie du synsacrum;

en quatrième position vient le nombre de vertèbres caudales
et la formule rachidienne se cloture par le symbole P qui remplace l'ensemble des vertèbres ankylosées ayant participé à la constitution du pygostyle.

Les ordines traités sont ceux reconnus dans nos travaux antérieurs (1953-1960). L'ordre systématique ne sera pas respecté. Ce faisant, il nous sera possible de présenter des formules rachidiennes stables d'abord, variables ensuite et de tirer à la suite de l'exposé les conclusions qui s'imposent. Pour la discussion des formules et des compensations, ainsi que l'importance des matériaux examinés, il y a lieu de consulter les travaux dont il est question plus haut et dont on trouvera les références à la fin de ce travail. Dans certains cas les formules mentionnées antérieurement ne seront pas reprises dans ce travail. Elles s'y trouvent remplacées par leurs corollaires compensées.

STRUTHIONIFORMES. — 18 (+ 2) — 5 — 20 (dont 8) — 7 ou 8 — P; soit 25 vertèbres présynsacrales et 33 présacrales.

RHEIFORMES. — 15 (+ 2) — 5 — vraisemblablement 15 ou 16 (dont 5) — 6 — P; soit 22 vertèbres présynsacrales et 27 présacrales.

SPHENISCIFORMES. — 13 (+ 2) — 6 — 11 à 14 (dont 5 ou 6) — 6 à 8 — P; soit 21 vertèbres présynsacrales et 26 ou 27 présacrales (cf. *Sphenisciformes* 1958). A remarquer que le minimum en vertèbres synsacrales (11) et dorso-sacrées (5) revient à *Eudyptula minor* et le maximum (respectivement 14 et 6) aux *Aptenodytes* sp.

GAVIIFORMES. — 13 (+ 1) — 6 — 16 ou 17 (dont 5) — 5 ou 6 — P; soit 20 vertèbres présynsacrales et 25 présacrales (cf. 1959, n° 44). Notons que chez *Gavia immer* une 6me dorso-sacrée devient apparente.

GALLIFORMES. — Les *Megapodiidae, Cracidae* et *Phasianidae* répondent à la formule rachidienne suivante : 14 (+ 2) — 4 — 14 à 18 (dont 4 ou 5) — 4 ou 5 — P; soit 20 vertèbres présynsacrales et 24 ou 25 présacrales. Il y a lieu de remarquer que les 5 vertèbres dorso-sacrées sont toujours l'apanage d'espèces de grande taille (cf. 1956, n° 42).

STRIGIFORMES. — Les deux familles reconnues ont les formules rachidiennes suivantes :

Tytonidae : 11 (+ 3) — 5 — 13 ou 14 (dont 5) — 7 — P;

Strigidae : 13 (+ 1) — 5 — 12 à 15 (dont 4 à 6) 6 ou 7 — P; soit pour les deux familles 19 vertèbres présynsacrales et 23 à 25 présacrales. Notons que chez les espèces de grande taille *(Bubo africanus, Ketupa ketupa)* le synsacrum se compose respectivement de 14 et de 15 éléments, la région dorso-sacrée respective-

ment de 5 ou 6 et de 5 vertèbres et que chez les petites espèces *(Otus senegalensis, Ninox scutulata* et *Glaucidium brasilianum)* le synsacrum ne comprend que 12 vertèbres alors que la région dorso-sacrée chez les deux dernières nommées n'en possède que quatre (cf. 1956, n° 3).

COLUMBIFORMES. — Les formules rachidiennes des trois familles reconnues sont les suivantes :

Caloenididae : 13 (+ 2) — 3 — 15 à 17 (dont 4 ou 5) — 4 à 6 — P;

Duculidae et *Columbidae* : 12 (+ 2) — 4 — 12 à 15 (dont 3 à 4) — 4 ou 5 — P; soit pour les 3 familles sus-mentionnées 18 vertèbres présynsacrales et 21 à 23 présacrales. Précédemment nous avons déjà fait ressortir (cf. 1957, n° 3) que le grand nombre de vertèbres composant le synsacrum est observé parmi les espèces de grande taille *(Caloenididae : Pezophaps, Raphus, Goüra* et *Caloenas)* et le plus petit nombre dans les espèces de petite taille appartenant à la famille des *Columbidae* (*Columbigallina, Columbina, Lophophaps, Ocyphaps, Oena,* p. ex.).
Un fait nouveau attire l'attention : bien que la section présynsacrale se compose chez tous les *Columbiformes* d'un même nombre de vertèbres, nous voyons que chez les *Caloenididae* le thorax est raccourci d'une unité au profit du cou qui, se trouvant ainsi allongé, a donc acquis chez les espèces de grande taille une plus grande liberté de mouvement.

PICIFORMES. — Les *Galbuloidea (Bucconidae, Galbulidae)* n'ont pas été examinés. Les quatre autres familles reconnues ont les formules rachidiennes suivantes :

Ramphastidae : 12 (+ 2) — 5 — 11 ou 12 (dont 3) — 7 — P; chez les espèces de petite taille *(Selenidera, Pteroglossus)*, le synsacrum comprend 11 vertèbres; *Ramphastos* en a 12.

Capitonidae : 12 (+ 2) — 5 — 10 ou 11 (dont 3) — 7 — P; le synsacrum le plus court revient à l'espèce *Pogoniulus bilineatus.*

Picidae : 12 (+ 2) — 5 — 11 (dont 3) — 6 — P;

Indicatoridae : 12 (+ 2) — 5 — 11 (dont 3) — 6 — P. Il s'ensuit que pour les 4 familles, le nombre de vertèbres présynsacrales s'élève à 19, celui des présacrales à 22 (occasionnellement à 23) (cf. 1955, n°s 50 et 51).

APODIFORMES. — Une seule famille : 13 (+ 1) — 4 — 11 (dont 3 ou 4) — 6 ou 7 — P; soit 18 vertèbres présynsacrales et 21 (chez *Apus* 22) présacrales.

CORACIIFORMES. — Les 6 familles reconnues ont les formules rachidiennes suivantes :

Alcedinidae : 12 (+ 3) — 4 — 11 à 13 (dont 3 ou 4) — 5 à 7 — P; soit 19 présynsacrales et 22 présacrales (sauf chez *Dacelo* où il y en a 23).

Coraciidae et *Leptosomidae* : 12 (+ 2) — 5 — 12 (dont 4) — 6 ou 7 — P; soit 19 vertèbres présynsacrales et 23 présacrales.

Meropidae : 13 (+ 1) — 4 — 11 ou 12 (dont 4) — 6 ou 7 — P; soit 18 présynsacrales et 22 présacrales.

Momotidae : 13 (+ 2) — 4 — 12 (dont 3) — 6 — P; soit 19 présynsacrales et 22 présacrales.

Todidae : 13 (+ 2) — 4 — 9 ou 10 (dont 3) — 6 ou 7 — P; soit 19 présynsacrales et 22 présacrales.

Notons d'abord que le nombre de présacrales s'élève à 22 chez tous les *Coraciiformes*, les formes de grande taille exceptées, où il y en a 23, ensuite que les *Meropidae* ont une vertèbre en plus dans la région dorso-sacrée et une en moins dans le cou. Nous aurons encore l'occasion d'attirer l'attention sur cette forme particulière de compensation.

PHOENICOPTERIFORMES. — 17 (+ 1) — 5 — 14 à 16 (dont 5) — 6 à 7 — P; la compensation du synsacrum se règle distinctement d'après la taille de l'oiseau, les nombres les plus élevés revenant aux individus de grande taille (cf. 1959, n° 24).

LARIFORMES. — Les trois familles reconnues se caractérisent par la formule rachidienne que voici :

Rynchopidae, *Laridae* et *Stercorariidae* : 13 (+ 2) — 5 ou 6 — 11 à 14 (dont 4 ou 5) — 7 ou 8 — P.

Il convient tout d'abord de remarquer que les *Laridae* de petite taille *(Sterna, Chlidonias, Gygis)* ont 6 vertèbres thoraciques et 5 dorso-sacrées, alors que les Goëlands, Mouettes et Becs-en-ciseaux disposent de 5 vertèbres thoraciques et 5 dorso-sacrées (cf. 1959, n° 9), ce qui porte leur nombre à 20 ou 21 présynsacrales et à 25 présacrales pour l'ordre tout entier.

PHAETHONIFORMES. — 13 (+ 2) — 5 — 11 (dont 4) — 8 — P; même formule rachidienne que les *Lariformes* (cf. 1960, n° 25).

PROCELLARIIFORMES. — Trois familles sont reconnues :

Diomedeidae : 13 (+ 2) — 5 — 14 (dont 6) — 8 — P;

Procellariidae : 13 (+ 2) — 5 ou 6 — 11 à 13 (dont 5 ou 6) — 7 ou 8 — P;

Hydrobatidae : 13 (+ 2) — 6 — 9 à 11 (dont 3 à 5) — 7 à 8 — P.

Les *Procellariiformes* se caractérisent par 20 ou 21 vertèbres présynsacrales; l'écart est attribuable au fait que dans les espèces de grande taille, faisant partie des *Procellariidae* et des *Diomedeidae*, une vertèbre thoracique se trouve assimilée à la série de vertèbres

dorso-sacrées. Dans ces deux familles nous avons en effet 26 présacrales ainsi que 6 paires de côtes atteignant le sternum. Les *Hydrobatidae* étant constitués d'espèces de petite taille, nous pouvons nous attendre à ce que le nombre de dorso-sacrées soit plus petit (3 chez *Oceanites oceanicus*, 5 chez *Oceanodroma leucorrhoa*). Le nombre de vertèbres présacrales s'élève donc de 24 à 26 (cf. 1958, n° 30). Nous voyons que la région thoracique peut se raccourcir d'une unité au profit de la région dorso-sacrée et que l'importance numérique de celle-ci est en relation avec la taille de l'oiseau, la différence pouvant s'élever à deux unités.

Conclusions. — 1° Le nombre de vertèbres présynsacrales ou présacrales peut non seulement être stable à l'intérieur d'une espèce, d'un genre, d'une famille mais il peut être aussi caractéristique pour l'ensemble des espèces, genres et familles à l'intérieur d'un même ordre systématique. Il n'y a pas de doute que les sections cervicale, thoracique et dorsosacrée du rachis (à part les quelques compensations numériques observées entre deux régions contiguës) ne soient génétiquement établies.

2° Le nombre de vertèbres synsacrales est variable à l'intérieur de groupements naturels d'oiseaux. Cette variation peut être en relation avec la taille de l'oiseau. Dans ce cas les espèces de grande taille ont un nombre de vertèbres synsacrales supérieur à celui de leurs formes apparentées plus petites. Ici la variation intra- et interspécifique dans le nombre de ces vertèbres est compensée entre la section post-dorso-sacrale et la section caudale du rachis, y compris P.

3° Mais la variation interspécifique peut aussi s'étendre à la partie dorso-sacrée du synsacrum. S'il y a compensation entre les régions dorsosacrée et thoracique du rachis, l'accroissement ou la réduction en vertèbres du dorso-sacrum est attribuable à l'extension vers l'avant ou au recul des ilions, de sorte que ou bien la dernière vertèbre thoracique s'en trouvera immobilisée et préparée à l'assimilation, ou bien la première synsacrale sera libérée et assimilée par la région thoracique. Le mouvement des ilions vers l'avant ou l'arrière est corollaire de l'accroissement ou de la réduction de la masse des muscles *(m. sartorius, m. gluteus primus, m. gluteus medius, m. cruroeus)* qui y trouvent leur insertion, de sorte que les variations interspécifiques dans le nombre des vertèbres dorsosacrées peuvent être mises en rapport avec un développement supérieur ou moindre des muscles de la patte par rapport à la normale. En d'autres termes, il s'agit d'une variation héréditaire se manifestant sur l'habitus de l'oiseau par des différences d'ordre morphologique et de ce fait aussi éthologique.

4° L'augmentation en nombre de vertèbres de la région cervicale au détriment de la région thoracique nous explique que la base du cou a acquis de ce fait une plus grande liberté dans ses mouvements tandis que la réduction du nombre de vertèbres de cette même section du rachis au profit de la cage thoracique prépare le cou à des fonctions qui réclament moins de flexibilité mais surtout plus de solidité.

5° Les migrations possibles de la partie thoracique du rachis par rapport aux régions cervicale et dorso-sacrée deviennent perceptibles si le développement des côtes est pris en considération. En effet la présence d'un processus uncinatus bien développé sur la dernière vertèbre cervicale ou sur la première vertèbre dorso-sacrée peut être interprétée comme signe que des migrations, réductions ou accroissements de la région thoracique se sont produits ou sont sur le point de s'accomplir.

Ces 5 conclusions nous permettent d'interpréter les formules rachidiennes suivantes :

CAPRIMULGIFORMES. — Quatre familles ont été reconnues, à savoir :

Trogonidae : 12 (+ 2) — 5 — 11 (dont 3) — 6 — P;

Podargidae : 12 (+ 2) — 4 — 12 (dont 4) — 6 — P;

Steatornithidae : 13 (+ 2) — 4 — 13 (dont 3) — 6 — P;

Caprimulgidae avec ses deux sous-familles :

Semeiophorinae : 12 (+ 2) — 4 — 12 à 14 (dont 4 ou 5) — 5 ou 6 — P (notons que la 5ᵉ dorso-sacrée est distinctement originaire de la région sacrée);

Caprimulginae : 12 (+ 2) — 3 — 11 ou 12 (dont 3 ou 4) — 5 ou 6 — P.

Alors que par la règle des compensations entre régions rachidiennes les *Trogonidae*, *Podargidae*, *Steatornithidae* et *Semeiophorinae* ont une colonne vertébrale d'un même type, celle des *Caprimulginae* s'est raccourcie, par rapport aux *Semeiophorinae*, dans le secteur thoracique sans compensation apparente.

CUCULIFORMES. — Un nombre limité d'espèces a été examiné.

Centropidae : 12 (+ 2) — 4 — 12 (dont 4 ou 5) — 4 — P;

Cuculidae :

Cuculinae : 12 (+ 2) — 4 — 11 ou 12 (dont 4) — 5 ou 6 — P;

Coccystinae : 11 (+ 2) — 4 — 12 ou 13 (dont 5) — 5 — P.

Il s'ensuit que le nombre de vertèbres présacrales s'élève à 22 (à 23 chez les espèces de grande taille). Chez les *Coccystinae* une compensation numérique s'est réalisée entre les régions cervicale et la région sacro-dorsale (cf. 1956, n° 23).

CASUARIIFORMES. — A en juger d'après l'étude comparative du squelette, les deux familles reconnues, bien que différentes à de nombreux points de vue, présentent une anatomie de base commune.

Leurs formules rachidiennes sont les suivantes :

Dromiceiidae : 18 (+ 3) — 5 — 22 ou 23 (dont 7 ou 8) — 6 — P; soit 26 vertèbres présynsacrales et 33 ou 34 présacrales;

Casuariidae : 15 (+ 4) — 6 — 23 (dont 8) — 4 à 6 — P; soit 25 vertèbres présynsacrales et 33 présacrales. Il en résulte que la région cervicale peut se raccourcir ou s'allonger non seulement d'une seule unité mais aussi de deux vertèbres, ce qui est alors à l'avantage ou au détriment des régions thoracique et dorso-sacrée.

Conclusions. — 6° Des compensations entre deux régions séparées par une 3e peuvent avoir lieu sans que cette dernière soit affectée dans sa composition numérique. Dans ce cas l'opération s'est déroulée en deux temps : d'abord il s'est produit la sacralisation d'une vertèbre thoracique et ensuite la dorsalisation d'une vertèbre cervicale.

7° Des compensations numériques peuvent se répartir entre trois régions adjacentes, l'une d'elles perdant deux unités à l'avantage des deux autres secteurs de la colonne vertébrale.

8° Des migrations de vertèbres appartenant à la région sacrée (= fosse rénale antérieure) vers la section dorso-sacrée du rachis déterminent l'accroissement ou la réduction en nombre de vertèbres dites présynsacrales et présacrales. Le phénomène est très courant chez les *Anseriformes* à long cou (*Cygnidae*, *Anseridae*, p. ex.), même à l'intérieur de l'espèce où en effet les individus les plus grands ont nettement tendance à posséder un plus grand nombre de vertèbres présacrales que les individus plus petits. Ce qui se passe au niveau de l'espèce peut aussi se produire à l'échelon du genre où alors les variations seront génétiquement stabilisées.

Schématiquement les différentes opérations conduisant au remaniement des secteurs de la région du rachis située avant la fosse rénale antérieure peuvent se dérouler de la manière suivante :

15 (+ 1) — 6 — 4
(oiseau de taille moyenne)

14 (+ 1) — 7 — 4	15 (+ 1) — 5 — 5	16 (+ 1) — 5 — 4
14 (+ 1) — 6 — 5	14 (+ 1) — 6 — 5	16 (+ 1) — 6 — 3
réduction de la taille		augmentation de la taille
14 (+ 1) — 6 — 4		16 (+ 1) — 6 — 4
13 (+ 1) — 7 — 4		17 (+ 1) — 5 — 4
réduction de la taille		augmentation de la taille
13 (+ 1) — 7 — 3		17 (+ 1) — 5 — 5
augmentation de la taille		réduction de la taille
13 (+ 1) — 6 — 4		17 (+ 1) — 6 — 4
etc...		etc...

L'intervention d'ordre hormonal règlant la croissance des individus est donc considérée ici comme le facteur déterminant des modifications dans les différents secteurs de la colonne vertébrale. Il n'est pas impossible

que le poids de l'oiseau, qui est bipède, influe sur le développement du synsacrum et sur la place que celui-ci occupera dans le rachis.

L'interprétation du schéma offre des moyens matériels pour expliquer les modifications intervenues dans les secteurs de la colonne vertébrale au cours de la phylogénie d'un groupe d'espèces apparentées. Et même en admettant volontiers que les différents groupements naturels d'Oiseaux ont leur rythme propre de différenciation, nous inclinons à croire que les modifications numériques dans les différentes sections de la colonne vertébrale et qui obéissent à la règle des compensations sont de date phylogénique beaucoup plus récentes que celles qui font exception à cette règle.

A ce propos, nous trouvons la base d'une argumentation fouillée dans les formules rachidiennes des groupements naturels d'Oiseaux suivants :

APTERYGIFORMES. — Le petit groupe des Kiwis, réunis dans un seul genre, *Apteryx*, répond à deux formules rachidiennes qui n'obéissent pas à la règle des compensations numériques. C'est une des raisons pour laquelle nous avons proposé (cf. 1960, *Apterygiformes*) de scinder les Kiwis en deux genres, à savoir :

Apteryx : 14 (+ 1) — 7 — 12 à 14 (dont 5) — 7 à 9 — P;

Kiwi : 16 (+ 1) — 7 — 12 (dont 5) — 8 — P.

Relevons le fait qu'entre des espèces apparemment très voisines des différences morphologiques importantes peuvent exister qui dénotent l'âge très ancien du groupe. Elles justifient la reconnaissance du genre *Kiwi* pour l'espèce *K. mantellii.*

TINAMIFORMES. — Deux groupes de formules rachidiennes ont été reconnus :

15 (+ 2) — 4 — 15 à 17 (dont 4 ou 5) — 4 à 6 — P;

16 (+ 2) — 4 — 16 à 17 (dont 4 ou 5) — 5 — P.

Trop peu de formes ont été examinées pour décider du statut à donner à ces deux groupes. D'après l'analyse du potentiel morphologique, les *Tinami* sont à rapprocher des *Galliformes* qui répondent à la formule : 14 (+ 2) — 4 — 14 à 18 (dont 4 ou 5) — 4 ou 5 — P. Vu le sens de la variabilité dans le groupe des Tinamous, le rapprochement se justifie (cf. 1960, n° 1). D'autre part, la même analyse fait pencher les *Rheiformes* vers les *Tinami;* rappelons que les Nandous répondent à la formule rachidienne suivante : 15 (+ 2) — 5 — vraisemblablement 15 ou 16 (dont 5) — 6 — P (cf. 1960, *Rheiformes*).

COLIIFORMES. — Deux sous-familles ont été reconnues, à savoir : les *Coliinae* : 12 (+ 2) — 5 — 12 ou 13 (dont 4 ou 5) — 5 — P; et les *Urocoliinae* : 12 (+ 2) — 4 — 12 (dont 4) — 5 — P.

Il est à remarquer qu'ici la différenciation de la région thoracique s'est opérée sans compensation. Nous retrouvons le même phénomène chez les *Psittaciformes* qui, tout comme les *Coliiformes*, sont des acrobates arboricoles (1956, n° 47).

ALCIFORMES. — Trois formules rachidiennes de structure très voisine ont été reconnues :

Pelecanoididae : 13 (+ 2) — 6 — 11 (dont 5) — 8 ou 9 — P;

Alcidae : ceux-ci comprennent les 4 sous-familles suivantes :

Fraterculinae : 13 (+ 2) — 6 — 12 à 14 (dont 5 ou 6) — 7 à 9 — P;

Alcinae, Plautinae, Aethiinae : 13 (+ 2) — 7 — 11 à 14 (dont 5) — 7 à 10 — P.

Les *Alciformes* possèdent 15 vertèbres cervicales et 26 ou 27 présacrales, nombres qu'on observe également chez les *Procellariiformes* et les *Sphenisciformes* (cf. 1958, nº 45).

CICONIIFORMES. — Cinq familles ont été reconnues (cf. 1959, nº 24):

Ardeidae : 17 (+ 2) — 4 (parfois 5) — 12 à 15 (dont 5, parfois 6) — 5 ou 6 — P;

Scopidae : 15 (+ 1) — 4 — 14 (dont 5) — 5 ou 6 — P; la sacralisation d'une vertèbre thoracique est distincte;

Balaenicipitidae : 16 (+ 1) — 4 — 14 ou 15 (dont 6) — 5 — P;

Ciconiidae : 16 (+ 1) — 4 — 13 à 15 (dont 5, parfois 6) — 5 ou 6 — P;

Plegadidae : 15 (+ 2) — 5 — 13 à 15 (dont 4, parfois 5) — 5 à 7 — P.

Eu égard à la règle des compensations numériques entre régions attenantes et celle de l'accroissement en éléments de la région dorsosacrée chez les oiseaux de forte taille, les *Balaenicipitidae, Ciconiidae* et *Plegadidae* ont un rachis structuellement identique. Nous y rattachons également les *Scopidae*. Les *Ardeidae* ont un habitus tout à fait différent de celui des *Ciconiidae;* les deux groupes se sont séparés de très longue date (cf. 1959, nº 24).

PELECANIFORMES. — Ceux-ci se composent de quatre sous-ordres (cf. 1960, nº 25) :

Anhingae : 18 (+ 2) — 3 — 14 à 17 (dont 6 ou 7) — 6 — P;

Sulae : 17 (+ 1) — 3 — 15 (dont 6) — 7 — P;

Pelecani : 16 (+ 1) — 1 — 18 (dont 8) — 6 — P;

Fregatae : 13 (+ 2) — 5 — 14 (dont 5) — 6 — P.

Le nombre de vertèbres présacrales s'élève donc respectivement à 29, à 27, à 26 et à 25 unités. Les *Anhingae* ont un habitus très différent de celui des autres *Pelecaniformes;* leur séparation doit remonter à une date très ancienne.

UPUPIFORMES. — Quatre groupes naturels ont été reconnus :

Upupidae : 12 (+ 3) — 3 — 11 ou 12 (dont 3 ou 4) — 5 — P;
Phoeniculidae : 12 (+ 2) — 4 — 11 ou 12 (dont 4) — 5 — P;
Bucerotidae :
12 (+ 2) — 5 — 10 à 13 (dont 3 ou 4) — 5 ou 6 — P;
12 (+ 3) — 4 — 13 (dont 4) — 5 — 1;
Trochilidae : 13 (+ 1) — 3 — 10 ou 11 (dont 3 ou 4) — 5 — P.

Notons que parmi les *Bucerotidae*, les espèces de petite taille (*Tockus* sp.) ont un sacrum composé de 10 vertèbres (dont 3 dorso-sacrées) et celles de très grande taille (*Bucorvus* sp.) un de 13 (dont 4 dorso-sacrées) seulement; que les espèces arboricoles, aussi bien celles appartenant aux *Bucerotidae* que celle des *Upupidae-Phoeniculidae* ont une vertèbre thoracique de plus que les formes humicoles (cf. les *Coliiformes* et les *Psittaciformes*) et que les espèces de très grande taille ont acquis des vertèbres devenues très volumineuses au lieu d'augmenter en nombre, d'où il s'ensuit que leur cou est devenu plus mobile (cf. 1955, n°s 92, 93, 94).
La taille très petite des *Trochilidae* est corollaire des réductions répétées du thorax. La réduction extrême de la région thoracique est un fait très rare parmi les *Non-Passeres*. Si nous considérons en outre le dorso-sacrum (également constitué d'un minimum d'éléments), nous devons admettre que seuls les *Caprimulgiformes* et les *Upupiformes* ont une formule rachidienne qui se rapproche de celle des *Trochili*. Puisque l'analyse du potentiel morphologique des Oiseaux-mouches a montré clairement que leur anatomie de base se rapproche le plus de celle des *Upupiformes* (cf. 1956, *Trochili*), nous sommes amené à la conclusion que la formule rachidienne de ces oiseaux est dérivée de celle des *Upupiformes*. Dans ce cas, le raccourcissement du cou a dû s'opérer avec perte d'une vertèbre dorso-sacrée indirectement au profit de la région sacrale (fosse rénale antérieure).

PSITTACIFORMES. — Ceux-ci se composent de 5 familles, à savoir :

les *Trichoglossidae*, *Platycercidae* et *Psittacidae* : 11 (+ 3) — 4 ou 5 — 11 à 15 (dont 4) — 5 ou 6 — P;
les *Kakatoeidae* : 11 (+ 3) — 4 — 11 à 14 (dont 5, chez *Eolophus* parfois 4) — 5 ou 6 — P;
les *Strigopidae* : 11 (+ 3) — 6 — 13 (dont 4) — 7 — P.

La plupart des squelettes que nous avons examinés (cf. 1956, n° 55) provenaient d'oiseaux domestiqués. C'est parmi les *Psittaciformes* que nous avons relevé des anomalies numériques compensées ayant vraisemblablement une origine pathologique (ankylose de vertèbres thoraciques et caudales). Notons d'abord que tous les *Psittaciformes*

se caractérisent par le nombre constant des vertèbres composant la section cervicale du rachis (14) et par leur nombre d'éléments présacraux (23 ou 24). Considérant que le dorso-sacrum est, dans une large mesure, stable, c'est la région thoracique qui constitue la partie la plus variable du rachis. Ce polymorphisme se manifeste non seulement à l'intérieur des familles, dans le même genre systématique (cf. *Nestor, Platycercus, Trichoglossus,* p. ex.), mais aussi à l'intérieur de la même espèce (cf. *Platycercus caledonicus, Psittacus erythacus*). Les *Strigopidae* sont apparentés aux *Kakatoeidae* de grande taille; leur plan structurel et leurs formules rachidiennes (compensation entre les régions thoracique et dorso-sacrée) en font foi. Il se confirme qu'un plus grand nombre de vertèbres thoraciques confère à la colonne vertébrale plus de souplesse.

FALCONIFORMES. — Sept familles systématiques de rapaces diurnes ont été reconnues :

Cathartidae : trois sous-familles, à savoir :

Cathartinae : 14 (+ 1) — 4 — 14 ou 15 (dont 5, parfois 6) — 5 ou 6 — P;

Sarcoramphinae : 15 (+ 1) — 4 — 14 ou 15 (dont 6, parfois 7) — 6 — P; et

Vulturinae : 14 (+ 3) — 3 — 15 (dont 6) — 5 ou 6 — P.

Ces trois sous-familles étant indiscutablement apparentées, leurs formules rachidiennes témoignent en faveur d'une très grande ancienneté. Notons la tendance à libérer le cou au détriment de la cage thoracique et à renforcer le dorso-sacrum en fonction de la taille de l'oiseau.

Falconidae et *Polyboridae* : 13 (+ 2) — 5 — 12 à 15 (dont 5, parfois 6) — 6 à 8 — P;

Pandionidae : 14 (+ 1) — 4 — 14 (dont 5) — 6 — P;

Pernidae : 12 (+ 2) — 5 (chez *Aviceda* 4) — 13 ou 14 (chez *Aviceda* 12) (dont 5) — 6 ou 7 — P;

Elanidae : 13 (+ 1) — 5 — 13 (dont 5) — 7 — P;

Aegypiidae : 13 (+ 2) — 4 — 14 à 16 (dont 6, chez *Neophron* 5) — 5 à 7 — P; sauf *Gyps* sp. : 15 (+ 2) — 3 — 15 (dont 6, parfois 7) — 6 ou 7 — P;

Buteonidae : 6 sous-familles sont reconnues, notamment les :

Haliaeetinae, Circinae, Milvinae, Buteoninae : 12 (+ 2) — 5 — 13 à 15 (dont 5 ou 6) — 6 ou 7 — P;

Circaëtinae : 13 (+ 1) — 4 — 13 à 15 (dont 5 ou 6) — 7 — P; sauf *Gymnogenys* : 14 (+ 1) — 4 — 13 ou 14 (dont 6) — 6 ou 7 — P;

Gypaëtinae : 14 (+ 1) — 4 — 13 ou 14 (dont 5 ou 6) — — 6 ou 7 — P.

Notons d'abord pour *Gyps* le parallélisme avec les *Vulturinae* dans la structure du rachis, et que *Gymnogenys* par rapport aux *Circaëtinae*, *Gypaëtus* et les *Aegypiidae* par rapport aux *Buteonidae*, ont évolué dans le même sens. Remarquons ensuite que les *Falcones* se caractérisent, par rapport aux *Accipitres* (*Gyps* exceptés), par leur 20 vertèbres présynsacrales (contre 19), (cf. 1959, n° 37).

CARIAMIFORMES. — Ce petit ordre ne comprend que 3 types d'oiseaux, qui sont les suivants :

Cariama : 13 (+ 2) — 4 — 14 à 16 (dont 6 ou 7) — 6 ou 7 — P;
Chunga : 14 (+ 2) — 4 — 14 ou 15 (dont 6) — 7 — P;
Sagittarius : 14 (+ 1) — 4 — 15 (dont 7) — 6 — P.

Par leur formule rachidienne les *Cariamiformes* se rapprochent sensiblement des *Falconiformes*.

CHARADRIIFORMES. — Les subdivisions reconnues répondent aux formules rachidiennes suivantes :

Charadriidae, Dromadidae, Phalaropidae, Chionididae, Arenariinae, Recurvirostrinae : 13 (+ 2) — 6 — 12 à 14 (dont 4 ou 5) — 7 ou 8 — P;

Glareolidae, Scolopacidae, Tringinae, Haematopinae : 13 (+ 2) — 5 — 12 à 15 (dont 5) — 5 à 8 — P; dans ces deux groupes, des compensations numériques entre deux régions adjacentes sont évidentes.

Rostratulidae : 13 (+ 2) — 5 — 13 (dont 4) — 6 — P; réduction opérée dans la région dorso-sacrée;

Burhinidae : 13 (+ 2) — 4 — 15 (dont 5) — 8 — P; par rapport aux *Charadriidae*, il y a lieu de noter une perte de la souplesse de la cage thoracique (cf. 1958, n° 18).

Une curieuse anomalie numérique a été observée chez *Philomachus pugnax* (L.) où nous notons pour le mâle 14 (+ 2) — 7 — 13 (dont 4) — 8 — P et pour la femelle 14 (+ 2) — 6 — 14 (dont 5) — 8 — P. Pour un nombre identique de vertèbres présacrales, la colonne vertébrale chez le mâle est devenue plus souple (dimorphisme sexuel), mais l'allongement du cou par rapport aux autres *Charadriiformes* semble être déterminé génétiquement. Le fait demande à être vérifié sur d'importantes séries de squelettes.

MUSOPHAGIFORMES. — Deux familles :

Musophagidae : 12 (+ 2) — 5 — 12 ou 13 (dont 4) — 5 à 7 — P; sauf *Corythaeola* : 13 (+ 2) — 5 — 12 (dont 5) — 6 — P; où nous notons deux vertèbres présacrales en plus, celle qui renforce le dorso-sacrum pouvant être expliquée par l'accroissement de la taille.

Opisthocomidae : 16 (+ 3) — 3 — 14 (dont 5) — 5 — P. Par rapport aux *Musophagi*, le cou s'est libéré davantage en partie au détriment de la cage thoracique (cf. 1956; n° 23; n° 32).

JACANIFORMES. — Ce petit ordre systématique comprend trois types d'oiseaux seulement :

Eurypygidae : 16 (+ 1) — 6 — 13 (dont 4) — 6 — P;
Jacanidae : 14 (+ 2) — 5 — 12 à 14 (dont 4 ou 5) — 5 ou 6 — P;
Rhynochetidae : 15 (+ 1) — 5 — 15 (dont 5) — 5 — P.

Par rapport aux deux autres familles, il y a lieu de remarquer que, chez les *Eurypygidae*, la souplesse de la colonne vertébrale s'est accrue (à comparer avec *Philomachus/Charadriiformes*) (cf. 1957, n° 48).

TURNICIFORMES. — Quatre familles ont été reconnues, à savoir les
Turnicidae : 13 (+ 2) — 4 — 14 ou 15 (dont 4) — 5 ou 6 — P;
Thinocorythidae : 13 (+ 2) — 6 — 13 (dont 4) — 8 — P;
Pteroclitidae : 13 (+ 2) — 5 — 14 ou 15 (dont 4) — 6 — P;
Mesoenatidae : 15 (+ 2) — 5 — 16 (dont 6) — 5 — P.

Ordre systématique de rassemblement; d'après leurs formules rachidiennes les premiers nommés peuvent se rapprocher aussi bien des *Galliformes* que des *Columbiformes*, les *Thinocorythidae* des *Ralliformes* et des *Charadriiformes*, les *Pteroclitidae* des *Galliformes* et les *Mesoenatidae* des *Jacaniformes* (cf. 1957, n° 2; 1958, n° 2).

RALLIFORMES. — Ordre systématique remarquablement hétérogène :

Gruidae : *Balearicinae* et *Anthropoidinae* : 19 (+ 1) — 6 — 16 ou 17 (dont 5 ou 6) — 5 ou 6 — P; cette formule est également le propre des *Gruinae* suivants : *Megalornis japonensis* et *M. grus;*
pour les autres *Gruinae*, nous avons obtenu : 17 (+ 2) — 6 — 17 ou 18 (dont 6) — 6 — P *(Megalornis antigone, M. vipio, M. rubicundus, M. lilfordi; Bugeranus)* et 17 (+2) — 5 — 16 ou 17 (dont 6) — 6 — P *(Megalornis canadensis, M. leucogeranus)*.

Psophiidae : 16 (+ 1) — 7 — 16 à 18 (dont 5) — 6 — P.

Aramidae : 16 (+ 1) — 6 — 15 (dont 6) — 6 — P.

Otididae : deux sous-familles :

Otidinae : 15 (+ 1) — 5 — 15 à 17 (dont 4 ou 5) — 5 ou 6 — P;

Lissotidinae : 16 (+ 3) — 5 — 14 (dont 4) — 6 — P.

Rallidae : deux sous-familles :

Rallinae : 13 (+ 2) — 7 — 13 à 18 (dont 4 à 6) — 6 à 9 — P;
Himantornithinae : 13 (+ 2) — 6 — 15 (dont 5) — 8 — P.

Heliornithidae : 14 (+ 2) — 4 — 13 (dont 4) — 7 — P.

Podicipitidae :

Aechmophorus : 21 (+ 2) — 5 — 17 (dont 6) — 6 — P;

Podiceps : 19 (+ 2) — 5 — 17 ou 18 (dont 5 ou 6) — 6 ou 7 — P;

Centropelma : 18 (+ 2) — 5 — 16 (dont 6) — 9 — P;

Poliocephalus et *Podilymbus* : 18 (+ 1) — 5 — 17 (dont 5) — 5 ou 6 — P.

Cet ordre ne trouve son parallélisme que dans les *Anseriformes* chez lesquels les variations numériques dans la section du rachis sont également très importantes. A part les familles groupant un petit nombre d'espèces seulement, toutes les autres sont polymorphes, principalement les *Otididae* et les *Podicipitidae*, qui constituent pourtant des groupes naturels bien caractérisés. Cet ordre se fait donc remarquer par l'instabilité de la place qu'occupe le bassin dans la colonne vertébrale. Il n'est pas exclu qu'il s'agisse d'un groupe d'oiseaux très ancien (cf. 1957, n° 21; 1959, n° 44).

ANHIMIFORMES. — Comprend trois types d'oiseaux seulement :

Chauna : 17 (+ 2) — 6 — 17 (dont 7) — 5 — P;

Anhima : 16 (+ 1) — 5 — 17 (dont 8) — 6 — P;

Anseranas : 19 (+ 1) — 5 — 16 (dont 6) — 4 — P.

A en juger d'après leur plan structurel de base et leurs formules rachidiennes, ces oiseaux se rapprochent sensiblement des *Anseriformes* (cf. 1956, *Anhimiformes*; 1955, n° 35 à 38).

ANSERIFORMES. — En 1953 et en 1955, quand nous nous sommes attaqué à la systématique de ce groupe important d'oiseaux, nous nous sommes rendu compte que la formule rachidienne pouvait jouer un rôle important en taxonomie et que l'étude du squelette des *Anseriformes* était en mesure de fournir des éclaircissements sur le polymorphisme de la colonne vertébrale. Pour adapter les formules rachidiennes publiées antérieurement à la nouvelle définition des différentes sections de la colonne vertébrale, nous avons été obligé de reprendre tout le groupe en main. Voici les résultats :

Cygnidae :

Cygnus (*olor* et *atratus*) : 23 (+ 2) — 5 — 20 à 22 (dont 7 chez *olor* et 8 chez *atratus*) — 8 — P; un exemplaire *C. olor* avait comme formule présynsacrale 23 (+ 1) — 6;

Sthenelides : 22 (+ 2) — 5 — 19 ou 20 (dont 7) — 8 — P;

Olor (*cygnus* et *bewickii*) : 22 (+ 1) — 5 — 20 ou 21 (dont 8) — 6 ou 7 — P; chez un *Sthenelides* nous avons aussi noté pour la section présynsacrale : 22 (+ 1) — 6.

Coscorobidae : 19 (+ 2) — 4 — 19 (dont 8) — 5 ou 6 — P; chez un individu nous avons noté : 20 (+ 2) — 4 — 19 (dont 7) — 6 — P; l'anomalie numérique est donc compensée entre les régions cervicale et dorso-sacrée.

Anseridae. — Deux tribus sont reconnues :

A n s e r i n i : 18 (+ 2) — 4 — 19 ou 20 (dont 7) — 5 ou 6 — P (il s'agit des Anserini de grande taille);
17 (+ 2) — 4 — 18 ou 19 (dont 7) — 5 ou 6 — P (Anserini de petite taille).

B r a n t i n i : 18 (+ 2) — 5 — 17 ou 18 (dont 6 ou 7) — 6 ou 7 — P; (pour *Branta canadensis* et *B. bernicla*);
17 (+ 2) — 5 — 17 ou 18 (dont 6 ou 7) — 6 ou 7 — P; (pour *Eubranta leucopsis, Eu. ruficollis* et *Nesochen*).

Stictonettidae : 16 (+ 2) — 5 — 17 (dont 6 ou 7) — 6 — P.

Dendrocygnidae : 16 (+ 1) — 5 — 15 ou 16 (dont 6 ou 7) — 5 à 7 — P; chez *Ctenanas* aussi 17 (+ 1) — 5 — 15 (dont 6) — 6 — P.

Tadornidae. — Quatre tribus sont reconnues :

C h l o ë p h a g i n i : 16 (+ 1) — 5 — 17 (dont 6) — 5 — P (chez *Chloëphaga poliocephala*);
15 (+ 1) — 5 — 16 ou 17 (dont 6) — 5 ou 6 — P (chez *Chl. picta* et *Chl. hybrida*);

T a d o r n i n i : 15 (+ 1) — 5 — 16 à 18 (dont 6) — 6 — P *(Tadorna ferruginea, T. variegata, T. cana, T. radjah);*
15 (+ 2) — 5 — 16 ou 17 (dont 6) — 6 — P (chez *T. cana* et *T. variegata*);
16 (+ 1) mais aussi 15 (+ 1) — 5 — 16 à 18 (dont 5 ou 6) — 6 — P (chez *Tadorna tadorna* et *T. tadornoides*);

N e s o c h e n i n i : 15 (+ 2) — 4 — 17 (dont 6) — 5 — P;

P l e c t r o p t e r i n i : 15 (+ 2) — 5 — 17 (dont 6) — 6 — P.

Anatidae. — Deux tribus sont reconnues :

D a f i l i n i : *Dafila acuta* mâle : 17 (+ 1) — 5 — 17 (dont 6) — 6 — P; femelle : 16 (+ 1) — 5 — 17 (dont 6) — 6 — P (deux squelettes seulement examinés. S'agit-il d'une coïncidence ou est-ce la règle ? Dans l'affirmative, le dimorphisme de la partie cervicale du rachis des *Tadornini* est à vérifier sur des squelettes bien sexés);

A n a t i n i : 15 (+ 1) — 5 — 15 à 18 (dont 6, chez les espèces de petite taille comme *Nettion, Nettapus, Aix,* p. ex. il y en a 5).

Heteronettidae : 15 (+ 1) — 5 — 16 (dont 7) — 7 — P.

Aythyidae : 16 (+ 1) — 5 — 16 à 18 (dont 6) — 6 ou 7 — P.

Merganettidae, Somateriidae, Oxyuridae, Bucephalidae et *Mergidae* :

15 (+ 1) — 5 — 15 à 17 (dont 5 ou 6) — 6 ou 7 — P. Notons que chez les *Melanettini*, les *Somateriini*, les *Oxyuridae* et les *Bucephalidae*, le nombre de vertèbres dorso-sacrées est instable à cause de l'apparition d'une nouvelle paire de diapophyses fines, parfois incomplètes.

Dans les *Anseriformes*, les anomalies numériques sont très souvent compensées entre les régions dorso-sacrée et sacrée du rachis. La partie thoracique du rachis semble être la partie la plus stable. Il est par conséquent fréquent de voir des anomalies numériques se compenser entre les régions cervicale et dorso-sacrée, voire sacrée. Dans certaines espèces, le nombre de vertèbres cervicales diffère d'un individu à l'autre et il n'est pas impossible que ces différences soient liées au sexe de l'individu.

Chez les *Anseriformes*, il se confirme qu'avec l'accroissement de la taille de l'oiseau le nombre de vertèbres cervicales peut augmenter, parallèlement à celui du dorso-sacrum.

RESUME ET CONSIDERATIONS.

La colonne vertébrale des oiseaux appartenant aux *Non-Passeres* a été divisée en plusieurs sections. Après avoir établi le nombre exact de vertèbres composant chaque section, il a été possible de représenter la colonne vertébrale par une formule rachidienne dans laquelle les six sections reconnues sont figurées par un nombre. Les dénombrements ont été faits, pour la plupart, sur des squelettes non désarticulés. Les sections étant déterminées toujours de la même manière, il a été possible de comparer les formules rachidiennes entre elles.

Ces comparaisons, effectuées sur un grand nombre d'individus appartenant à la même espèce, ont permis de constater que la formule rachidienne de chaque espèce est génétiquement établie, mais qu'elle peut apparaître sous forme de plusieurs phénotypes. Le phénotype le plus communément représenté, étant considéré comme l'homologue du génotype, le premier nommé a été comparé aux autres phénotypes. Il est alors apparu que l'immense majorité des anomalies numériques sont attribuables à l'âge de l'individu et qu'elles se trouvent compensées entre deux sections successives du rachis, un accroissement dans le nombre de vertèbres composant le cou, par exemple, étant rigoureusement compensé par une réduction parallèle, d'ordinaire dans le nombre des vertèbres thoraciques, plus rarement dans celui des vertèbres dorso-sacrées. De ces comparaisons, il ressort également que certaines anomalies numériques ne sont pas compensées entre les sections composant la partie du rachis situé avant la fosse rénale antérieure mais qu'elles le sont avec la série de vertèbres appartenant à la partie sacrée du synsacrum. Il est ensuite apparu que les sections du rachis numériquement les plus instables sont

constituées par le synsacrum et la section caudale. Il se fait que la plupart des anomalies numériques s'y trouvent également compensées mais, à un certain âge, ces équilibres numériques peuvent se trouver masqués par l'ankylose de vertèbres caudales du pygostyle. Ce dernier est en effet le seul élément de la colonne vertébrale dont la composition exacte en vertèbres, chez les sujets adultes, ne peut être déterminée avec certitude.

La comparaison du « génotype » de la formule rachidienne d'une certaine espèce avec celui d'une autre espèce, distinctement apparentée ou non à la première, a donné lieu à des constatations intéressantes qui se résument dans les faits suivants :

La formule rachidienne d'une espèce donnée est, dans l'immense majorité des cas, aussi représentative pour ses formes apparentées. Dans de très nombreux exemples, elle caractérise aussi toutes les espèces appartenant à la même famille et, dans une dizaine de cas, elle est même le propre des individus, espèces, genres et familles d'un ordre systématique tout entier.

Un certain phénotype d'une formule rachidienne, caractérisant un groupe donné d'Oiseaux, peut devenir le « génotype » d'un autre groupe d'oiseaux distinctement apparentés au premier. C'est ce qui arrive très fréquemment. Les deux formules rachidiennes sont alors considérées comme des expressions différentes d'une seule et même formule rachidienne, dite de base. En interprétant ce cas on constate :

1° que l'acquisition d'une nouvelle formule rachidienne est liée à un changement dans l'habitus de l'oiseau;

2° que les fluctuations dans la taille des espèces apparentées est à l'origine des nombreuses variations dans la composition numérique des différentes sections de la colonne vertébrale. L'oiseau est, du point de vue locomotion terrestre, un animal bipède dont tout le poids du corps repose sur la tête du fémur par l'intermédiaire de la cavité acétabulaire faisant partie du synsacrum. Or c'est sur le synsacrum que se trouvent insérés les muscles qui contrôlent l'équilibre du corps et les mouvements des pattes sur terre ferme et dans l'eau. De la comparaison des synsacrums appartenant à une série de formes apparentées, il appert qu'un accroissement du poids (donc du volume) de l'oiseau influe sur le synsacrum qui s'allonge au détriment des sections du rachis situées aussi bien devant que derrière la région acétabulaire.

Les exemples sont nombreux où le volume de l'oiseau s'est accru suivant la méthode isométrique. Dans tous ces cas, le dorso-sacrum se trouve renforcé par l'assimilation de vertèbres thoraciques (qui diminuent donc en nombre). Mais si la croissance s'est effectuée suivant la méthode allométrique, l'équilibre original se trouvant rompu, il arrive fréquemment que le synsacrum opère un redressement en se déplaçant légèrement sur le rachis vers l'arrière ou vers l'avant.

Chez les espèces apparentées, l'étendue de la migration du synsacrum comprend une seule vertèbre et dans ce cas on voit alors apparaître ou

disparaître les diapophyses d'une vertèbre à la limite du dorso-sacrum et de la fosse rénale antérieure. Il s'agit évidemment d'une anomalie numérique compensée entre les sections dorso-sacrée et sacrée du rachis, phénomène qui peut être fréquemment observé dans les ordres des *Ralliformes* et des *Anseriformes*, non seulement dans les groupes d'oiseaux apparentés mais aussi dans l'intérieur d'une même espèce. Cette migration du synsacrum en direction caudale explique pour les formes aquatiques des deux ordres sus-mentionnés la variation dans la composition numérique de la partie cervicale du rachis chez les groupes d'espèces apparemment très voisines.

Il se conçoit que la réduction de la taille de l'oiseau, suivant la même méthode allométrique, amènera des répercussions sur la stabilité du synsacrum dans le sens contraire. Nous précisons que l'allométrie dans l'accroissement de la taille est indirectement en rapport avec l'ingestion de plus grandes quantités de nourriture, et avec le développement ultérieur des muscles du vol, facteurs qui modifient les exigences écologiques et les manifestations éthologiques, par conséquent, l'habitus de l'oiseau.

Nous émettons l'hypothèse qu'au cours de l'évolution, les fluctuations dans la taille, doublées par une croissance allométrique des différentes parties du corps ont amené chez l'oiseau la migration du synsacrum, déterminant de cette façon les différents types de formules rachidiennes et par conséquent d'oiseaux.

La formule rachidienne est un caractère taxonomique valable appelé à jouer un rôle en systématique. Mais, à l'image de tous les autres caractères taxonomiques déjà proclamés très importants par nos collègues morphologistes, physiologistes et éthologistes, la formule rachidienne, à elle seule, n'est pas non plus qualifiée pour résoudre le problème posé par la phylogénie et la systématique de base des Oiseaux. Prenons par exemple la formule rachidienne suivante : 13 (+ 2) — 5 — 18 à 20 (dont 5) — 6 à 8 — P. Celle-ci caractérise aussi bien les *Pterocletes*, certains *Procellariiformes* et *Opisthocomus* que les *Falconidae* et les *Glareolidae*, donc toute une série d'oiseaux d'origine très diverse. Pour cette raison, il y a lieu de souligner que la formule rachidienne est un caractère taxonomique qui est valable seulement à l'intérieur des groupes d'oiseaux réellement apparentés. Tel est aussi le cas pour tous les systèmes de classification basés sur la configuration détaillée des carotides, de l'intestin, du syrinx, sur la composition et les particularités chimiques du blanc de l'œuf, des pigments colorant les phanères épidermiques, sur le mode de la mue alaire et caudale et maints autres caractères taxonomiques étudiés à travers toute la classe des Oiseaux (cf. 1960, « Outline of procedure in basic avian systematics »). C'est la raison pour laquelle nous avons basé la classification phylogénique des Oiseaux *(Non-Passeres)* sur le plus grand nombre possible de caractères valables, auxquels nous avons attribué la même valeur taxonomique. Dans cette classification basée sur 50 à 200 caractères, la valeur taxonomique de la formule rachidienne a été portée en compte pour 2 à 5 caractères seulement.

Mais de l'étude relative à l'importance numérique de la colonne vertébrale, il est apparu que presque tous les groupements d'oiseaux, constitués par la mise en application de la méthode basée sur l'inventaire de tous les caractères taxonomiques disponibles, sont caractérisés par une formule rachidienne de base distincte. C'est dire que la colonne vertébrale joue un rôle de premier plan dans l'organisation de base de l'oiseau.

Nous nous refusons à croire que la formule rachidienne des Cygnes noirs *(Cygnus atratus)* : 23 (+ 2) — 5 — 21 ou 22 (dont 8) — 8 — P ait la même origine que celle qui caractérise les Oiseaux-mouches *(Trochili)* : 13 (+ 1) — 3 — 10 ou 11 (dont 3 ou 4) — 5 — P et que toutes les formules rachidiennes soient dérivées de celle de l'*Archaeopteryx* (avec ses 13 cervicales, ses 11 vertèbres portant des côtes incomplètes, son sacrum comptant 4 vertèbres et ses 21 caudales) composée de 49 vertèbres, contre 59 pour le Cygne noir (les vertèbres entrant dans la composition du pygostyle de ce dernier non comprises). Nous sommes plutôt d'avis que les Oiseaux ont une origine polyphylétique.

Index bibliographique.

VERHEYEN, R.

1953. *Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Anseriformes.* (Le Gerfaut, pp. 457-497.)

1955. *Note sur la variabilité des caractères ostéologiques chez la Macreuse noire, Melanitta nigra.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 21.)

1955. *La systématique des Anseriformes basée sur l'ostéologie comparée.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n°s 35 à 38.)

1955. *Contribution à la systématique des Piciformes basée sur l'anatomie comparée.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n°s 50 à 51.)

1955. *Analyse du potentiel morphologique et considérations sur la systématique des Coraciiformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n°s 92 à 94.)

1956. *Les Striges, les Trogones et les Caprimulgi dans la systématique moderne.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 3.)

1956. *Contribution à l'anatomie et à la systématique des Touracos et des Coucous.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 23.)

1956. *Note systématique sur Opisthocomus hoazin.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 32.)

1956. *Contribution à l'anatomie et à la systématique des Galliformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 42.)

1956. *Note sur l'anatomie et la classification des Coliiformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 47.)

1956. *Analyse du potentiel morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 55.)

1956. *Note sur l'anatomie et la place des Kamichis dans les systèmes de classification.* (Le Gerfaut, pp. 215-221.)

1956. *Les Colibris et les Martinets sont-ils réellement apparentés ?* (Le Gerfaut, pp. 237-252.)

1957. *Analyse et potentiel morphologique et projet de classification des Columbiformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 3.)

1957-58. *Contribution au démembrement de l'ordo artificiel des Gruiformes,* I. *Les Ralliformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., 1957, n° 21.)

1957-58. II. *Les Cariamiformes.* (Id., n° 39.)

1957-58. III. *Les Jacaniformes.* (Id., n° 48.)

1957-58. IV. *Les Turniciformes.* (Id., 1958, n° 2).

1958. *Analyse du potentiel morphologique et projet d'une nouvelle classification des Charadriiformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 18.)
1958. *Note sur la classification des Procellariiformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 30.)
1958. *Contribution à la systématique des Alciformes.* (Id., n° 45.)
1958. *Convergence ou paramorphogenèse. Systématique et phylogénie des Manchots, Sphenisciformes.* (Le Gerfaut, pp. 43-69.)
1959. *Note sur la systématique de base des Lariformes.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 9.)
1959. *Contribution à l'anatomie et à la systématique de base des Ciconiiformes.* (Id., n° 24.)
1959. *Révision de la systématique des Falconiformes.* (Id., n° 37.)
1959. *Les Plongeons et les Grèbes dans les systèmes de classification.* (Id., n° 44.)
1959. *Basic systematics and Ornithogeography.* (Le Gerfaut, pp. 1-7.)
1960. *Les Kiwis (Apterygiformes) dans les systèmes de classification.* (Bull. Soc. r. Zool. d'Anvers, n° 15.)
1960. *Les Tinamous dans les systèmes ornithologiques.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 1.)
1960. *Les Nandous, Rheiformes, sont apparentés aux Tinamous.* (Le Gerfaut, pp. 289-293.)
1960. *Outline of procedure in basic avian systematics.* (Le Gerfaut, pp. 223-230.)
1960. *Les Pelecaniformes et le Paille-en-queue.* (Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., n° 25.)
1960. *Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Ratitae.* (Bull. Soc. r. Zool. d'Anvers, n° 17.)

RIJKSUNIVERSITEIT TE GENT
INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3